

Eine eigenartige Entwicklungsanomalie der Honigbiene

(*Apis mellifica*)

von

W. FYG

Bienenabteilung der Eidg. milchwirtschaftlichen Versuchsanstalt
Liebefeld, Bern

Mit 5 Textabbildungen.

Im Juli 1957 erhielt unsere Anstalt von einem Imker in Muttenz (Kt. Baselland) ein Wabenstück aus einem krankheitsverdächtigen Bienenvolk zur diagnostischen Untersuchung, in welchem neben gesunder Brut und schlüpfreifen Bienen in zerstreut liegenden, aber normal gedeckelten Zellen zahlreiche, sonderbar missbildete Arbeiterinnenpuppen vorhanden waren. Diese mehr oder weniger stark ausgefärbten Puppen (Abb. 1, B und C) besaßen fast alle einen merkwürdig aufgetriebenen, abnorm grossen Kopf und bei vielen von ihnen war zudem das Abdomen so auffallend verkürzt, dass das dritte Beinpaar weit über das Körperende hinausragte. Da hier möglicherweise eine bisher nicht bekannte, erblich bedingte Anomalie vorlag, ersuchten wir den Imker, uns die lebende Königin dieses Bienenvolkes für Studienzwecke und Zuchtversuche zu überlassen. Leider konnte er das nicht mehr tun, weil das Volk seine Königin inzwischen verloren und der Bienenzüchter sämtliche Brutwaben vorsorglich vernichtet hatte. Die weiteren Untersuchungen mussten sich deshalb auf das vorhandene Material beschränken. Im eingesandten Wabenstück fanden sich immerhin 18 (= 25%) normale Arbeiterinnenpuppen (Abb. 1, A), 8 (= 11%)



ABB. 1.
Eine normale (A) und zwei abnorme Muttенzer-Bienenpuppen (B, C)
[phot. Hättenschwiler, Liebefeld]

abnorme Puppen vom Typ B und 46 (= 64%) vom Typ C. Bedauerlicherweise eigneten sich aber nur wenige der missbildeten Exemplare für die Anfertigung von histologischen Schnittpräparaten, da die meisten dafür schon allzusehr ausgetrocknet und vielfach auch zu hart waren. Es liessen sich lediglich von 14 Puppen vollständige und befriedigende Schnittserien herstellen. Bei der Auswertung dieser Präparate konnte ich die überraschende Feststellung machen, dass die eigentümliche, bei der Honigbiene meines Wissens bislang noch nie beobachtete Missbildung des Kopfes und die gleichzeitig recht häufige Deformierung des Abdomens offensichtlich mit einer ganz regelwidrigen Entwicklung und Verschiebung des Darmkanals in enger Beziehung stehen. Um das Wesentliche dieser Fehlbildung verständlich darlegen zu können, dürften zunächst einige kurze Ausführungen über die normale Entwicklung des Bienendarmes während der Postembryogenese angezeigt sein.

Der Darmtrakt der Honigbiene macht im Verlaufe der post-embryonalen Entwicklung tiefgreifende morphologische und histologische Umwandlungen durch, die von OERTEL (1930), KUSMENKO (1940), LOTMAR (1945) und DOBROVSKY (1951) ausführlich beschrieben worden sind. Im Zusammenhang mit der vorliegenden Muttenger-Anomalie interessieren uns hier nur die topographisch-anatomischen Verhältnisse bei den verschiedenen Entwicklungsstadien. Der Larvendarm (Abb. 2, A) ist sehr einfach gebaut. Der ektodermale Vorderdarm (Stomodaeum, Vd) führt von der Mundöffnung (m) als kurzes, noch wenig differenziertes Rohr in den mächtig entwickelten und weitleumigen entodermalen Mitteldarm (Mesenteron, Md), welcher sich vom Prothorax bis in das 11. Körpersegment ausdehnt und hinten blindgeschlossen ist. Der ebenfalls noch kurze, ektodermale Hinter- oder Enddarm (Proctodaeum, Ed), in dessen kelchartig erweitertes Vorderende die vier larvalen Harngefässe (Hg) einmünden, besitzt ein enges Lumen und verläuft in einer S-förmigen Schleife zum After (a). Erst gegen das Ende der Larvenzeit öffnet sich der Verschluss zwischen dem Mittel- und Enddarm vorübergehend, damit die Bienenlarve vor dem Spinnen des Kokons ihren Darm entleeren kann. Bei der verpuppungsreifen Larve, d. h. im sogenannten Streckmadenstadium (Abb. 2, B), wird der Vorderdarm länger und reicht bis in das 4. Körpersegment. Histologisch lassen sich bereits der Schlund (S), die Speiseröhre (Sp) und die zukünftige Honigblase (H) voneinander abgrenzen. Die

auffallendste Veränderung zeigt der Mitteldarm (Md). Unmittelbar nach der Defäkation und der Abstossung des larvalen Epithels fällt er zusammen und bildet nun ein englumiges Rohr, an welches der auch wesentlich länger gewordene Enddarm (Ed) anschliesst.

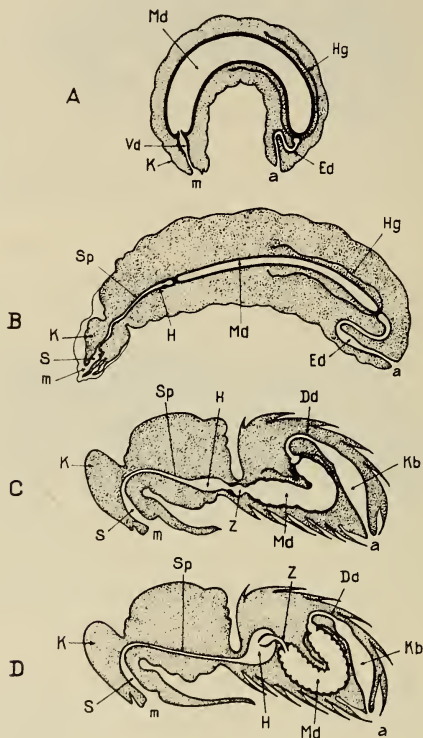


ABB. 2.

Die normale, postembryonale Entwicklung des Darmkanals der Honigbiene (schematisch)

A: Larve (Rundmade); B: Streckmade; C: 2 1/2 Tage alte Arbeiterinnenpuppe; D: 4 Tage alte Arbeiterinnenpuppe.

a: Anus; Ed: Proctodaeum; H: Ingluvies; Hg: Malpighi'sche Gefässe; K: Kopf; Kb: Rectum; m: Mund; Md: Ventriculus; S: Pharynx; Sp: Oesophagus; Vd: Stomodaeum; Z: Proventriculus.

Kurz nach der Verpuppung beginnt der Mitteldarm, sich wieder zu erweitern; sein konisches Vorderende liegt zu dieser Zeit noch im Brustabschnitt und erreicht die Grenze zwischen Meso- und Metathorax; analwärts endigt er im 8. Körpersegment. Vom zweiten

Puppentag hinweg zieht sich der Mitteldarm normalerweise mit einer leichten Biegung in das Abdomen zurück. Bei einer 2 1/2 Tage alten Arbeiterinnenpuppe (Abb. 2, C) findet man deshalb die Vereinigungsstelle zwischen dem stark verlängerten, den Thorax fast geradlinig durchziehenden Vorderdarm und dem Mitteldarm in der Regel im oder dicht hinter dem Petiolus¹. Dementsprechend erfahren auch die Honigblase (H) und der sich nun differenzierende Zwischendarm oder Proventriculus (Z) in der Brust eine Verschiebung nach hinten. Der Enddarm ist in diesem Stadium in drei Abschnitte gegliedert, nämlich in den trichterförmigen, an den Mitteldarm anschliessenden Pylorus, den Dünndarm (Dd) und in die Kotblase (Rectum, Kb). An der Grenze zwischen Mesenteron und Pylorus münden die imaginalen Harngefässe als ziemlich lange, dünne Schläuche in den Darm ein. Die Dislokation der Honigblase und des Zwischendarmes nach hinten findet erst bei der 3 1/2 bis 4 Tage alten Puppe (Abb. 2, D) ihren Abschluss; sie liegen dann beide im vordersten Teil des Abdomens. Der Mitteldarm (Md) und der Dünndarm (Dd) bilden infolge ihrer zunehmenden Länge im Hinterleib schliesslich einfache Schleifen und zwar der erstere eine solche im Uhrzeiger-, der letztere im Gegenuhrzeigersinn². Damit sind die charakteristischen Lageänderungen der verschiedenen Darmabschnitte und die Gestaltung des Darmtraktes im wesentlichen abgeschlossen.

Die abnormen Muttenser-Bienenpuppen (Abb. 1, B und C) zeigen nun hinsichtlich der Ausbildung des Darmes höchst eigenartige, von der Norm stark abweichende Verhältnisse. Bei ihnen ist die ordentliche Verlagerung der Honigblase, des Proventriculus und des Mitteldarmes in den Hinterleib entweder ganz unterblieben oder hat gerade in entgegengesetzter Richtung, also kopfwärts stattgefunden. Das gilt sowohl für den Puppentyp B als auch für den Typus C, welche beide nach meinen Untersuchungen trotz der unterschiedlichen Form des Abdomens lediglich zwei verschiedene Ausbildungsgrade der nämlichen Abnormalität darstellen.

¹ Unter „Petiolus“ ist hier die Einschnürung zwischen Brustabschnitt und Hinterleib zu verstehen; sie entspricht der Grenze zwischen dem 1. und 2. Abdominalsegment (SNODGRASS, 1956).

² Bei der Bienenkönigin ist in einigen Fällen auch ein inverser Darmverlauf beobachtet worden (GONTARSKI, 1937; FYG, 1948, 1963). Ob ein Situs inversus des Darmes bei den Arbeitsbienen ebenfalls vorkommt, ist nicht bekannt.

Die Abb. 3 veranschaulicht einen schematisierten, aus einer vollständigen Schnittserie rekonstruierten Längsschnitt durch eine junge, ungefähr 2 bis 3 Tage alte Muttenser-Arbeiterinnenpuppe vom Typus B mit einem äusserlich normalen Hinterleib. Das Ober- und Unterschlundganglion (Cgl, Sbg1) befinden sich in der etwas aufgetriebenen Kopfkapsel am rechten Ort und sind nicht missbildet. Das gleiche gilt für den Pharynx (Ph) und den die Schlund-

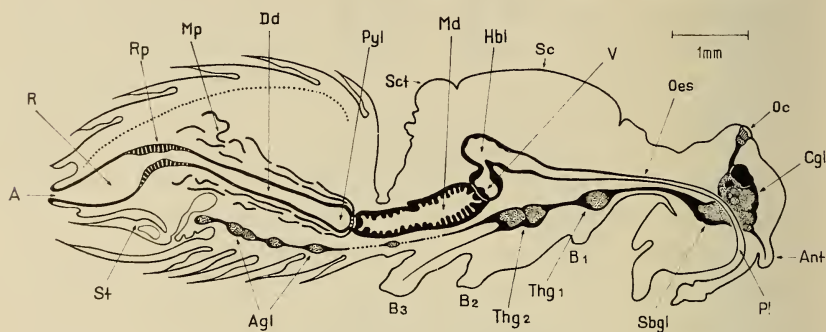


ABB. 3.

Längsschnitt durch eine Muttenser-Arbeiterinnenpuppe
mit äusserlich normalem Abdomen
(Rekonstruktion, schematisiert)

A: Anus; Agl: Abdominalganglien; Ant: Antenne; B₁ B₂ B₃: Ansatz des ersten, zweiten und dritten Beines; Cgl: Cerebralganglion; Dd: Dünndarm; Hbl: Honigblase (Ingluvies); Md: Mitteldarm (Ventriculus); Mp: Malpighi'sche Gefässe; Oc: Ocellus; Oes: Oesophagus; Ph: Pharynx; Pyl: Pylorus; R: Rectum; Rp: Rectalpapillen; Sbg1: Suboesophagealganglion; Sc: Scutum; Sc1: Scutellum; St: Stachel; Thg₁ Thg₂: Thoracalganglien; V: Proventriculus.

kommissur durchziehenden Oesophagus (Oes). Die Honigblase (Hbl) und der anschliessende Proventriculus (V) zeigen nun aber bereits eine deutliche Verschiebung, indem sie im Thorax nicht in der geradlinigen Fortsetzung der Speiseröhre verlaufen, sondern in der Mittelbrust über dem zweiten Thoracalganglion (Thg₂) und innerhalb der normal entwickelten Brustmuskulatur eine starke Biegung aufweisen. Dieser abnorme Verlauf dürfte darauf zurückzuführen sein, dass sich der auffallend kurze Mitteldarm (Md) bei diesen Puppen nicht in der ordentlichen Weise in das Abdomen zurückgezogen hat; er ist vielmehr regelwidrig im hintern Teil des Brustabschnittes, d. h. im Metathorax und Propodeum verblieben

und hinderte so offenbar die vor ihm liegenden Abschnitte des Vorderdarmes an der natürlichen Streckung und Lageänderung. Den Pylorus (Pyl) mit den einmündenden imaginalen Harngefäßen (Mp) finden wir ebenfalls an einem absonderlichen Ort, nämlich

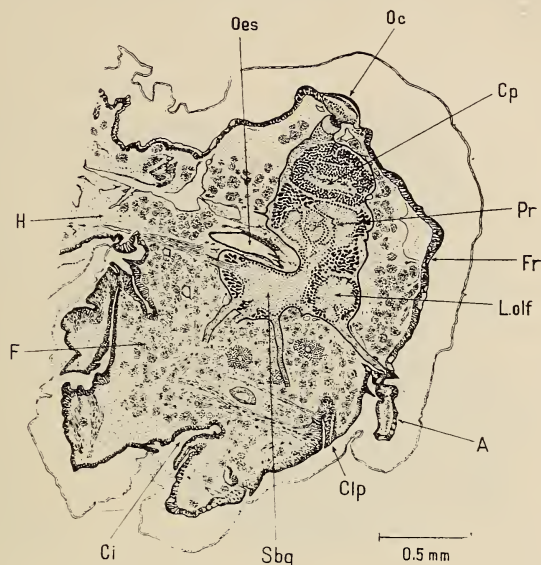


ABB. 4.

Sagittalschnitt durch die Kopfkapsel einer normalen Muttenser-Arbeiterinnenpuppe

A: Antenne; Ci: Cibarium (Praeoralhöhle); Clp: Clypeus; Cp: Corpus pedunculatum (Pilzkörper); F: Fettkörperzellen; Fr: Frons; H: Halsregion; Lolf: Lobus olfactorius; Oc: Ocellus; Oes: Oesophagus (Anschnitt); Pr: Protocerebrum; Sbg: Suboesophagealganglion.

dicht hinter dem Petiolus ganz vorne im Abdomen statt im 3. Hinterleibssegment¹. Das Abdomen wird dementsprechend nur vom völlig gestreckten Dünndarm (Dd) und der Kotblase (R) durchzogen.

Die Muttenser-Bienenpuppen vom Typus C mit dem auffallend verkürzten Hinterleib zeichnen sich durch einen noch viel eigenartigeren, ja geradezu grotesken Darmverlauf aus. Bei ihnen ist

¹ Da sich bei den Hymenopteren das erste Abdominalsegment als Propodeum mit dem Thorax vereinigt, haben wir es beim dritten, sichtbaren Hinterleibssegment in Wirklichkeit mit dem vierten abdominalen Segment zu tun.

nämlich der Darmtrakt im Körper vielfach so weit nach vorn verschoben, dass er zum grössten Teil in der stark aufgetriebenen Kopfkapsel und im Thorax liegt! Die Abb. 4 zeigt einen Sagittalschnitt durch den Kopf einer normalen, die Abb. 5 einen solchen durch die Kopfkapsel einer hochgradig abnormen Muttenserpuppe.

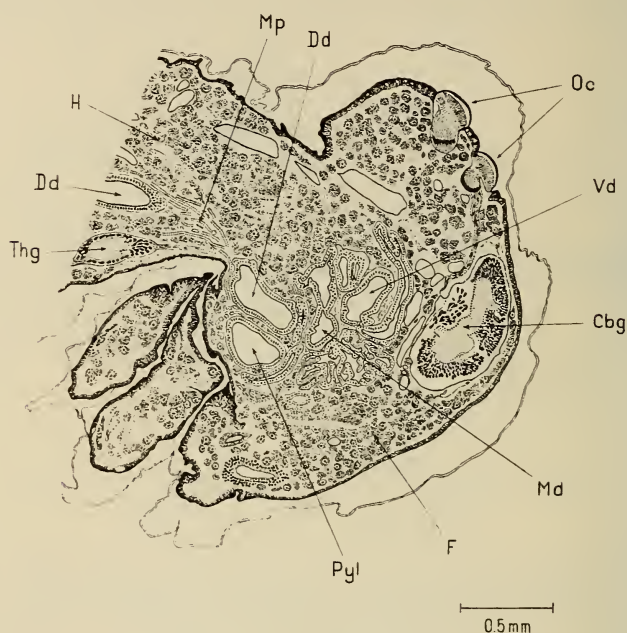


ABB. 5.

Sagittalschnitt durch die Kopfkapsel einer abnormen
Muttenser-Arbeiterinnenpuppe

Cbg: Cerebralganglion; Dd: Dünndarm; F: Fettkörperzellen; H: Halsregion;
Md: Mitteldarm (Ventriculus); Mp: Malpighi'sche Gefässe; Oc: Ocellen;
Pyl: Pylorus; Thg: erstes Abdominalganglion; Vd: Vorderdarm (Oesophagus und Proventriculus).

Ein Vergleich der beiden Schnittbilder lässt sofort erkennen, dass bei der missbildeten Puppe das Gehirn (Cbg) an die Stirnwand verlagert und sichtlich zusammengedrückt ist. Hinter ihm finden wir, eingebettet in Fettkörperzellen (F), einen scheinbar kaum zu entwirrenden Knäuel von Darmschlingen, welche im dargestellten Schnitt teils längs, teils quer getroffen sind. Da sich die einzelnen Darmabschnitte histologisch deutlich voneinander unterscheiden,

ist es ohne weiteres möglich, in den Schnittpräparaten den Vorderdarm (Vd), den Mitteldarm (Md) und den Dünndarm (Dd) zu identifizieren; sie zeigen übrigens trotz der Agglomeration einen normalen Feinbau. Die Verlagerung des Darmes nach vorn hat bei diesen Muttenerpuppen einen solchen Grad erreicht, dass sich auch der Pylorus (Pyl) mit den einmündenden Malpighi'schen Gefäßen im hintern, ventralen Teil der Kopfkapsel befindet. Von hier ziehen der Dünndarm (Dd) und die schlauchförmigen imaginalen Harngefäße (Mp) durch den Hals (H) und die Brust bis in den Metathorax. Bereits im Propodeum beginnt sodann der Endabschnitt des Hinterdarmes, die Kotblase, welche als sichtlich verengtes Rohr durch den Petiolus führt und von da bis zum After fast geradlinig verläuft. Es ist eigentlich gar nicht erstaunlich, dass bei einer so extremen Verschiebung des Darmtraktes nicht nur die Kopfkapsel aufgetrieben, sondern auch das Abdomen mehr oder weniger stark deformiert wird. Man muss nämlich bedenken, dass das Rectum im letzten Segment am Analring befestigt ist. Unter diesen Umständen kann der Enddarm dem Zug in oraler Richtung wohl nur folgen, wenn er die terminalen Abdominalsegmente hinter sich nachzieht. Auf diese Weise dürfte sehr wahrscheinlich die sonderbare Verkürzung und Invagination des Hinterleibes, wie sie viele Muttener-Bienenpuppen zeigen, zustande gekommen sein. In diesem Zusammenhang ist erwähnenswert, dass mit dem Enddarm nachweislich auch noch andere Abdominalorgane nach vorn verschoben worden sind. Das trifft sowohl für die fünf Abdominalganglien als auch für die Ovarianlagen zu, welche bei einigen untersuchten Puppen mit stark eingezogenem Hinterleib unter dem Vorderrande des Rectums im Propodeum des Brustabschnittes liegen.

Zwei Muttenerpuppen erwiesen sich bei der Untersuchung gewissermassen als Verbindungsglieder zwischen den beiden soeben beschriebenen Typen B und C. Bei ihnen reicht nur ein kleiner Teil des Mitteldarmes in die Kopfkapsel hinein.

Es stellt sich natürlich sogleich die Frage nach der Ursache dieser höchst seltsamen Entwicklungsanomalie. Leider kann ich darüber nichts aussagen. In der Fachliteratur wird die normale Verschiebung der Honigblase und des Proventriculus nach hinten und die Schleifenbildung des Mittel- und Dünndarmes im Abdomen mit dem zunehmenden Längenwachstum des Darmtraktes während der postembryonalen Entwicklung erklärt. Sicherlich müssen dabei

aber noch andere Faktoren eine wesentliche Rolle spielen. Bei der Honigbiene hat sich meines Wissens bis jetzt noch niemand mit diesem entwicklungsphysiologisch interessanten Problem näher beschäftigt. Vielleicht gibt die vorliegende kurze Beschreibung der Muttenser-Anomalie die Anregung dazu.

RÉSUMÉ

Une anomalie de développement de l'abeille est décrite, qui fit son apparition en juillet 1957 dans le couvain d'une colonie suspecte d'un rucher de Muttens (Bâle-Campagne). Un grand nombre de pupes affectaient une tête étrangement ballonnée, anormalement grande et parfois aussi un abdomen raccourci de façon frappante. Les examens anatomiques et histologiques révélèrent que la malformation de la tête et la difformité de l'abdomen sont en corrélation très étroite avec un développement absolument anormal du canal intestinal. L'origine du trouble est inconnue.

SUMMARY

A developmental anomaly of the honeybee is described. This anomaly appeared in July 1957 at an apiary in Muttens (Canton Basle-Land) by the brood of a colony suspected of disease. Numerous pupae had a peculiarly dilated, abnormally big head and mostly also a surprisingly shortened abdomen. The anatomical and histological examinations showed that the malformation of the head and abdomen are closely related with an abnormal development of the intestinal canal. The cause of the developmental disturbance is not known.

ZITIERTE LITERATUR

- DOBROVSKY, T. M. 1951. *Postembryonic Changes in the Digestive Tract of the Worker Honeybee (Apis mellifera L.)*. Cornell Univ. Agric. Exp. Sta. Ithaca, New York (45 pp. 12 pl).
- FYG, W. 1948. *Situs inversus bei der Bienenkönigin*. Mitt. Schweiz. Entom. Ges. 21: 481.
- 1963. *Anomalien und Krankheiten der Bienenkönigin*. Bull. apicole. VI (1): 7-451.

- GONTARSKI, H. 1937. *Über den Situs inversus und andere Abweichungen im Körperbau der Biene (Apis mellifica L.)*. Z. wiss. Zool. 150: 38-50.
- KUSMENKO, S. 1940. *Über die postembryonale Entwicklung des Darmes der Honigbiene und die Herkunft der larvalen peritrophischen Hüllen*. Zool. Jb., Anat. 66: 463-530.
- LOTMAR, R. 1945. *Die Metamorphose des Bienendarmes*. Beihefte zur Schweiz. Bienenztg. 1: 443-506.
- OERTEL, E. 1930. *Metamorphosis in the Honeybee*. J. Morph. 50: 295-339.
- SNODGRASS, R. E. 1956. *Anatomy of the Honey Bee*. Comstock Publ. Ass. Ithaca, New York (334 pp.).
-

